



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

**GARANTIA REPRODUCTIVA DE LA  
AUTOPOLINIZACION EN *Datura stramonium*:  
VARIACION GENETICA Y SELECCION NATURAL  
DEL TAMAÑO FLORAL Y LA HERCOGAMIA.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
**B I O L O G O**  
P R E S E N T A :  
**ARMANDO LOPEZ VELAZQUEZ**



DIRECTOR DE TESIS: JUAN NUÑEZ FARFAN  
CODIRECTOR DE TESIS: JUAN FORNONI AGNELLI

MEXICO, D. F.

2003



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: “Garantía Reproductiva de la autopolinización en *Datura stramonium*: Variación genética y selección natural del tamaño floral y la hercogamia”

realizado por Armando López Velázquez

con número de cuenta 9755724-7 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario	Dr. Juan Servando Núñez Farfán
Propietario	Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli
Propietario	Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza
Suplente	Dr. Eduardo Morales Guillaumin
Suplente	Biol. Roberto Arturo Cabrales Vargas

*[Firma]*  
*[Firma]*  
*[Firma]*  
*[Firma]*  
 Roberto A. Cabrales V.

Consejo Departamental de Biología

*[Firma]*  
 M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS  
 U.N.A.M.



DEPARTAMENTO  
 DE BIOLOGIA

A Leti por acompañarme en las buenas y las malas jugadas de la vida.

Gracias por tu amor mi “soñadora”

# ÍNDICE

RESUMEN	I
AGRADECIMIENTOS	II
INTRODUCCIÓN	1
MATERIAL Y MÉTODO	7
Sistema de estudio	7
Sitio de estudio	9
Diseño experimental para medir variación genética aditiva	11
Experimento de garantía reproductiva	16
Análisis de datos	17
Garantía reproductiva	17
Variación genética aditiva	18
Correlaciones fenotípicas y genéticas	20
Análisis de selección natural	20
RESULTADOS	22
Garantía reproductiva de la autopolinización	22
Variación genética aditiva del largo de corola y hercogamia	22
Correlación fenotípica y genética entre el largo de corola y la hercogamia	27
Selección natural sobre el largo de corola y la hercogamia	27
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIÓN	36
LITERATURA CITADA	37

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Análisis de varianza anidado para examinar la variación genética aditiva en el largo de corola y la hercogamia en una población experimental de <i>Datura stramonium</i> .	25
<b>Tabla 2.</b> Coeficientes de selección sobre el largo de corola y la hercogamia en una población experimental de <i>Datura stramonium</i> .	29
<b>Tabla 3.</b> Análisis de varianza para los modelos de regresión lineal y cuadrática del análisis de selección.	30

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Esquema de <i>Datura stramonium</i> L. (Solanaceae).	10
<b>Figura 2.</b> Diseño de cruas dialélicas (Carolina del Norte I).	12
<b>Figura 3.</b> Diferentes niveles de hercogamia en <i>Datura stramonium</i> .	15
<b>Figura 4.</b> Garantía reproductiva de la autopolinización en una población experimental de <i>Datura stramonium</i>	24
<b>Figura 5.</b> Valores promedio para la hercogamia y el largo de corola en 12 familias de medios hermanos paternos de <i>Datura stramonium</i> .	26
<b>Figura 6.</b> Correlación fenotípica entre el largo de corola y la hercogamia para <i>Datura stramonium</i> .	28
<b>Figura 7.</b> Relación entre la adecuación y el largo de corola en <i>Datura stramonium</i> .	31

## RESUMEN

En este estudio se evaluó la capacidad de la autofertilización autónoma de proveer garantía reproductiva en una especie hermafrodita anual autocompatible, *Datura stramonium* y sus repercusiones en el largo de corola y la hercogamia. A partir de un experimento en condiciones naturales se examinó la proporción de flores que produjeron frutos y el número de semillas por fruto como estimadores del éxito reproductivo femenino. Se encontró que las flores de entrecruzamiento produjeron una menor proporción de frutos y semillas que las flores de polinización natural. Esta diferencia representó un 65% de incremento en el éxito reproductivo materno como resultado de la autofertilización. El análisis de selección indicó que la selección actúa de manera direccional negativa y estabilizadora sobre el largo de corola. Este patrón es parcialmente consistente con la hipótesis de que el beneficio de esta estructura es promover el entrecruzamiento. No se detectó selección actuando sobre la hercogamia. Ambos atributos presentaron variación genética, aunque la magnitud de la heredabilidad no fue diferente de cero. Dado que los niveles de depresión endogámica de esta especie son menores a 0.4, los resultados sugieren que el sistema de apareamiento se mantendría en autofertilización.



## Agradecimientos

Al programa de becas de CONACYT (25662-N), PAPIIT (IN222801) y PROBETEL, UNAM por su auspicio económico durante el desarrollo del proyecto de tesis de licenciatura.

Agradezco al Dr. Juan Fornoni por ayudarme a diseñar el experimento, por sus asesorías en los análisis estadísticos, por editar las figuras de la tesis y por su apoyo teórico. Al Dr. Juan Núñez por darme las bases teóricas de la teoría evolutiva y transmitirme el gusto por la genética cuantitativa. Al Dr. Raúl Cueva por su disposición para aclarar dudas y fomentar un claro entendimiento de la teoría de selección natural. Al Dr. Eduardo Morales por ayudarme a enfatizar los escenarios ecológicos de los procesos evolutivos, al Biólogo Roberto Cabrales por ayudarme a considerar con detalle la redacción de la literatura y compartir sus detalladas observaciones de campo en *Datura stramonium* y al M. en C. Pedro Luis Valverde por asesorarme con el procedimiento del Jackknife.

Agradezco también a Leticia Rubio por ayudarme a tomar datos de campo en las lluvias intensas y su apoyo en la redacción de la tesis. A María Borbolla por ayudarme a tomar datos de campo en Ticumán. A Jesús Vargas por facilitarme el uso del equipo del laboratorio. A Sandra Cuartas por sus comentarios durante los seminarios. A mis compañeros del taller Guadalupe Andraca, Miguel Moreno, Fredd Vergara y Lucía Muñoz por su ayuda en la cosecha de las plantas. A Paula Sosensky, Mariana Jausoro y Aidé por ayudarme con la redacción de la literatura. A Paloma Newman y Alfredo por crear una dinámica de trabajo intensa en el laboratorio.

A mis padres Dora López y Alfredo Pineda Valdivieso por su apoyo económico y emocional durante 6 años. A mis otros padres Perla Verónica López y Sebastián López por darme ánimos en momentos difíciles. A mis hermanos Perla, Ángel y Aldo por alegrarme la vida y su tenacidad para crearme paciencia.

Finalmente a mis amigos Mayra, Cyntia, Gicela, Jessica, Antonio, Lourdes, Octavio por ayudarme a crecer emocionalmente.

# **Garantía reproductiva de la autopolinización en *Datura stramonium*: variación genética y selección natural del tamaño floral y la hercogamia**

## **Introducción**

El sistema de apareamiento de las angiospermas describe sus patrones de polinización, fertilización y aborto selectivo de semillas (Willson, 1983) por lo tanto puede afectar la evolución de las poblaciones naturales, al condicionar la manera en que los genes se transmiten a la siguiente generación (Hartl y Clark, 1989; Barrett y Eckert, 1990; Brown, 1990). En plantas hermafroditas, la manera de apareamiento puede variar entre la autofertilización y el entrecruzamiento completo. Sin embargo, las plantas polinizadas por animales muestran una variación muy importante en la magnitud de ambas formas de apareamiento (Vogler y Kalisz, 2001). Entender las causas de esta variación es una de las preguntas centrales de la biología evolutiva (Waller, 1993; Barrett, 2002).

Los primeros estudios sobre los sistemas de apareamiento en plantas se iniciaron independientemente por Knight (1799) y Darwin (1868, 1876) y se enfocaron en la biología de la polinización. Estos naturalistas advirtieron que las plantas resultado de la autofertilización generalmente producían progenie menos vigorosa que aquellas producto del entrecruzamiento. A pesar de que el menor vigor de la progenie podría representar un costo para las plantas, Darwin (1876) y Müller (1883) consideraban que la capacidad de producir semillas por medio de la autofertilización podía funcionar como un seguro reproductivo cuando las condiciones para la polinización cruzada fueran inadecuadas. Es decir, proveía una *garantía reproductiva*.

Otra hipótesis propuesta sobre la evolución de la autofertilización fue desarrollada por Fisher (1941). Fisher desarrolla un modelo genético en el cual se demostró que en una población donde las plantas únicamente se reproducen a través de la polinización cruzada, cualquier mutación que promoviera la autofertilización redundaría en una ventaja adicional en términos reproductivos. Esta ventaja adicional se obtiene sólo si los mutantes capaces de autofertilizarse producen la misma cantidad de semillas por entrecruzamiento vía paterna, es decir, que no sufran una reducción en la cantidad de polen disponible para donar con respecto a aquellas plantas que solamente se entrecruzan. Los mutantes capaces de autofertilizarse tendrían un 50% más de descendencia con respecto a los fenotipos de entrecruzamiento. Este incremento en el éxito relativo de los mutantes haría que el alelo que incrementa la autofertilización fuera seleccionado a favor y la población evolucionaría hacia el sistema de apareamiento de autofertilización. Jain (1976) denominó como *selección automática de la autopolinización* a esta hipótesis.

Aunque la depresión por endogamia ( $\delta$ , reducción de la adecuación de los individuos derivados de cruce entre parientes, generalmente homocigotos para loci de viabilidad o fecundidad) podría restringir la evolución de la autofertilización, Lande y Schemske (1985) a partir de su modelo concluyen que la depresión por endogamia en realidad predice dos sistemas de apareamiento extremos, autofertilización completa o entrecruzamiento. Si la depresión endogámica es menor a 0.5 las poblaciones evolucionarían hacia la autofertilización completa, si la depresión endogámica es superior a 0.5, la ventaja automática de la

autofertilización se anula y las poblaciones evolucionarían hacia el entrecruzamiento. Es importante hacer notar que la ventaja del entrecruzamiento ocurre únicamente si la producción de semillas no está limitada por polen, por ejemplo que no exista limitación la presencia de polinizadores en plantas polinizadas por animales. A pesar de que en muchos estudios los niveles de depresión endogámica sugieren que el entrecruzamiento debiera ser favorecido (ver Schemske y Lande, 1985; Barrett y Eckert, 1990; Barrett *et al.*, 1996), el 50% de las plantas hermafroditas polinizadas por animales presentan sistemas de apareamiento intermedios (Vogler y Kalisz, 2001). Este patrón sugiere que otros parámetros además de la depresión endogámica están involucrados en la evolución de la autofertilización (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Holsinger, 1988; Holsinger, 1991; Yahara, 1992; Jarne y Charlesworth, 1993; Waller, 1993; Schoen *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000).

No obstante, la *garantía reproductiva* fue la hipótesis preferida en varios estudios para explicar la evolución de la autofertilización (Baker, 1965; Jain, 1976; Lloyd, 1979 1980; Schoen y Brown, 1991; Schoen y Lloyd, 1992). La evidencia disponible sobre la capacidad de la autofertilización de ofrecer una *garantía reproductiva* es escasa comparada con la evidencia sobre la depresión por endogamia (Goodwillie 1999a; Holsinger, 2000), sobre todo para poblaciones naturales (Herlihy y Eckert, 2002). Más aún, la evidencia se basa en correlaciones entre la variación en el sistema de cruce y atributos del ambiente que pueden afectar la actividad y disponibilidad de los polinizadores, favoreciendo la autofertilización (Motten, 1982; Wyatt,

1986; Redbo-Torstensson y Berg, 1995; Barrett *et al.*, 1996; Pannell, 1997a, 1997b; Purnachandra Rao *et al.*, 2001; Gómez, 2002).

A pesar de que la importancia de la *garantía reproductiva* ha sido reconocida en muchos estudios (Piper *et al.*, 1986; Barret *et al.*, 1989; Dole, 1992, Rathcke y Real, 1993; Affre y Thompson, 1999; Fishman y Wyatt, 1999; Kalisz *et al.*, 1999; Kephart *et al.*, 1999; Lennartsson, *et al.*, 2000; Stephenson *et al.*, 2000; Fausto *et al.*, 2001; Goodwillie, 1999b, 2001; Pannell, 2001; pero ver Leclerc-Potvin y Ritland, 1994; Eckert y Schaefer, 1998), sólo en la última década se han llevado a cabo estudios para cuantificar su magnitud en poblaciones naturales (ver Eckert, 2000; Herrera *et al.*, 2001; Herlihy y Eckert, 2002). Estos estudios han cuantificado la *garantía reproductiva* utilizando el protocolo propuesto por Schoen y Lloyd (1992). Por lo tanto es necesaria más evidencia para ponderar la importancia de la *garantía reproductiva* como parámetro relevante en la evolución de la autofertilización.

Para que la autofertilización pueda ofrecer una *garantía reproductiva* es necesario que las funciones sexuales coincidan espacial y temporalmente. En particular, la variación en varios atributos florales como la dicogamia (separación temporal en el tiempo de maduración de anteras y estigmas), la hercogamia (separación espacial de las anteras y los estigmas), la morfología floral, el nivel de auto-compatibilidad (interacciones químicas entre el estigma y los granos de polen), pueden afectar la magnitud del entrecruzamiento (Lloyd y Schoen, 1992; Frazee, y Marquis, 1994; Willson, 1983). El conocimiento del valor selectivo de los atributos florales ha permitido entender su papel en la variación de los sistemas de apareamiento en plantas (Sakai y Westneat, 2001).

Por ejemplo, en especies polinizadas por animales, la selección natural generalmente favorece a las plantas con tamaño floral relativamente grande, ya que éste incrementa la frecuencia de visitas y la eficiencia de la polinización, promoviendo el entrecruzamiento (Stebbins, 1971; Bell, 1985; Conner y Via, 1993; Mazer y Hultgard, 1993; Klinkhamer *et al.*, 1994; Conner y Rush, 1996; Conner, 1997; Schemske y Bradshaw, 1999; Worley y Barrett, 2000). De la misma manera, el nivel de hercogamia también actúa promoviendo el entrecruzamiento (Galen y Stanton, 1989; Wolfe y Barret, 1989; Murcia, 1990; Holtsford y Ellstrand, 1992; Kohn y Barret, 1992; Harder y Barret, 1993; Campbell *et al.*, 1994; Carr y Fenster, 1994; Belaoussoff y Shore, 1995; Conner *et al.*, 1995; Karron *et al.*, 1997; Chang y Rausher, 1998; Kalisz *et al.*, 1999). En resumen, la mayoría de la evidencia existente se ha enfocado a observar y cuantificar la importancia de los atributos florales en promover el entrecruzamiento (Solbrig, 1972; Clegg y Epperson, 1988; Nilsson, 1988; Herrera, 1996; Wilson *et al.*, 1994; Galen, 1996; Campbell, 1996; Galen, 2000; Kelly y Willis, 2001). Sin embargo, en especies y poblaciones que presentan altos niveles de autopolinización, el valor adaptativo de los atributos florales ha sido poco estudiado.

La mayoría de los atributos florales relacionados con el entrecruzamiento (tamaño floral, hercogamia) muestran variación genética (Campbell *et al.*, 1991; Wolfe, 1992; Carr y Fenster, 1994; Robertson *et al.*, 1994; Conner y Rush, 1996; Herrera, 1996; Wolfe y Krstolic, 1999). La heredabilidad reportada para el largo de corola varía entre 0.33 y 0.86 (Rick *et al.*, 1978; Schoen, 1982; Shore y Barrett,

1990; Schwaegerle y Levin. 1991; Holtsford y Ellstrand. 1992; Mitchell y Shaw. 1993; Damgaard y Loeschke. 1994; Robertson *et al.*. 1994; Andersson. 1996; Campbell. 1996; Elle. 1998; Ashman. 1999) y la heredabilidad de la hercogamia varía entre 0.24 y 0.68 (Ennos. 1981; Campbell. 1996; Chang y Rausher. 1998; Worley y Barrett. 2000). La presencia de variación genética en estos atributos permitiría que la selección potencialmente afecte dicha variación ya sea incrementando o reduciendo el valor promedio de los atributos.

De acuerdo con la evidencia existente, se espera que cuando la autofertilización garantice la reproducción, se reduzca el valor adaptativo de los atributos florales asociados con el entrecruzamiento (Sakai y Westneat. 2001). Sin embargo, ningún estudio ha estimado simultáneamente la magnitud de la *garantía reproductiva* de la autofertilización y los patrones de selección sobre atributos florales asociados con el entrecruzamiento. En este estudio se estimó la magnitud de la *garantía reproductiva* ofrecida por la autofertilización y su relación con los patrones de selección en dos atributos florales relacionados con el entrecruzamiento (largo de corola y hercogamia) en una población experimental de *Datura stramonium* con niveles variables de autofertilización (Núñez-Farfán et al. 1996). Asimismo, se determinó la proporción de variación genética aditiva en ambos atributos.

## Material y método

### *Sistema de estudio*

*Datura stramonium* (Solanaceae) es una hierba anual autocompatible (ca. 98 %) de amplia distribución en México (Núñez-Farfán, 1995; Núñez-Farfán y Dirzo, 1994; Núñez-Farfán *et al.*, 1996) (fig. 1). Las poblaciones desarrollan todo su ciclo de vida durante la temporada de lluvias. La tasa de entrecruzamiento puede variar entre 1.3 – 17.0 % (Motten y Antonovics, 1992; Cuevas, 1996). Existen dos morfos en coloración dados por la coloración de antocianina. La coloración es un carácter mendeliano (verde recesivo y morado dominante). Además la coloración es un carácter neutro ya que la reproducción no se afecta y los polinizadores no distinguen entre morfos (Stone, 2000). Dentro de las poblaciones la variación en los niveles de entrecruzamiento inter-individual dependen de los niveles de hercogamia, la cual presenta además variación genética (Motten y Antonovics, 1992; Motten y Stone, 2000). Las plantas más hercógamas tienen niveles superiores de depresión endogámica (Stone y Motten, 2002) consistentes con la expectativa teórica sobre el papel de la hercogamia en la promoción del entrecruzamiento (Motten y Stone, 2000). La hercogamia evita el entrecruzamiento siempre que la separación entre anteras y estigmas supere los 3.5 mm (Motten y Stone, 2000). *D. stramonium* tiene flores solitarias cuya corola puede tener un largo aproximado de 9 a 13 cm y sólo se encuentran receptivas durante una noche (Núñez-Farfán *et al.*, 1996). La floración dura varias semanas.



La apertura de la flor ocurre antes de anochecer, y el cierre durante las primeras horas de la mañana siguiente (Núñez-Farfán *et al.*, 1996). En las plantas más grandes el número máximo de flores receptivas simultáneamente es de 5 (J. Fornoni, obs. pers.), lo que disminuye la posibilidad de geitonogamia (autofertilización mediada por la actividad de los polinizadores entre flores de una misma planta). La polinización cruzada depende principalmente de la actividad de esfingidos nocturnos (Grant y Grant, 1983; Motten y Antonovics, 1992; Cuevas, 1996; Núñez-Farfán *et al.*, 1996), aunque las abejas (*Apis mellifera*) también visitan la flores antes de la antésis (Sharma, 1972; Grant y Grant, 1983). En otras especies polinizadas por esfingidos nocturnos, se ha observado que estos visitan más a las flores de mayor tamaño (Brody, 1992; Brody y Mitchell, 1997; Monthershead y Marquis, 2000; Young, 2002 pero ver Pettersson, 1991; Willmott y Búrquez 1996). Las anteras maduran unas horas antes que el estigma, por lo que esta especie ha sido descrita como protándrica (Núñez-Farfán *et al.*, 1996). Sin embargo, la viabilidad del polen permite la autofertilización autónoma (no mediada por polinizadores *sensu* Schoen y Lloyd, 1992; Fornoni y Núñez-Farfán, 2000). La magnitud de la depresión por endogamia es de 0.39 para el número de semillas en el Pedregal de San Ángel (Núñez-Farfán *et al.*, 1996) y 0.15 a 0.25 para la producción de frutos y número de semillas en dos poblaciones de Carolina del Norte (Stone y Motten, 2002).

### *Sitio de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la localidad de Ticumán, Morelos (18°N, 99°O) a menos de 1 km de una población natural de *Datura stramonium*. Esta localidad se encuentra a 961 m sobre el nivel del mar, tiene una temperatura media anual de 23.1°C y una precipitación media anual de 802.1 mm (García, 1988). El sitio de estudio se encuentra ubicado en una zona de selva baja caducifolia. La población natural de *D. stramonium* de esta localidad ha sido observada desde 1989 (Núñez-Farfán, 1991; Cuevas, 1996; Valverde *et al.*, 2001), lo que sugiere que es una población relativamente estable.

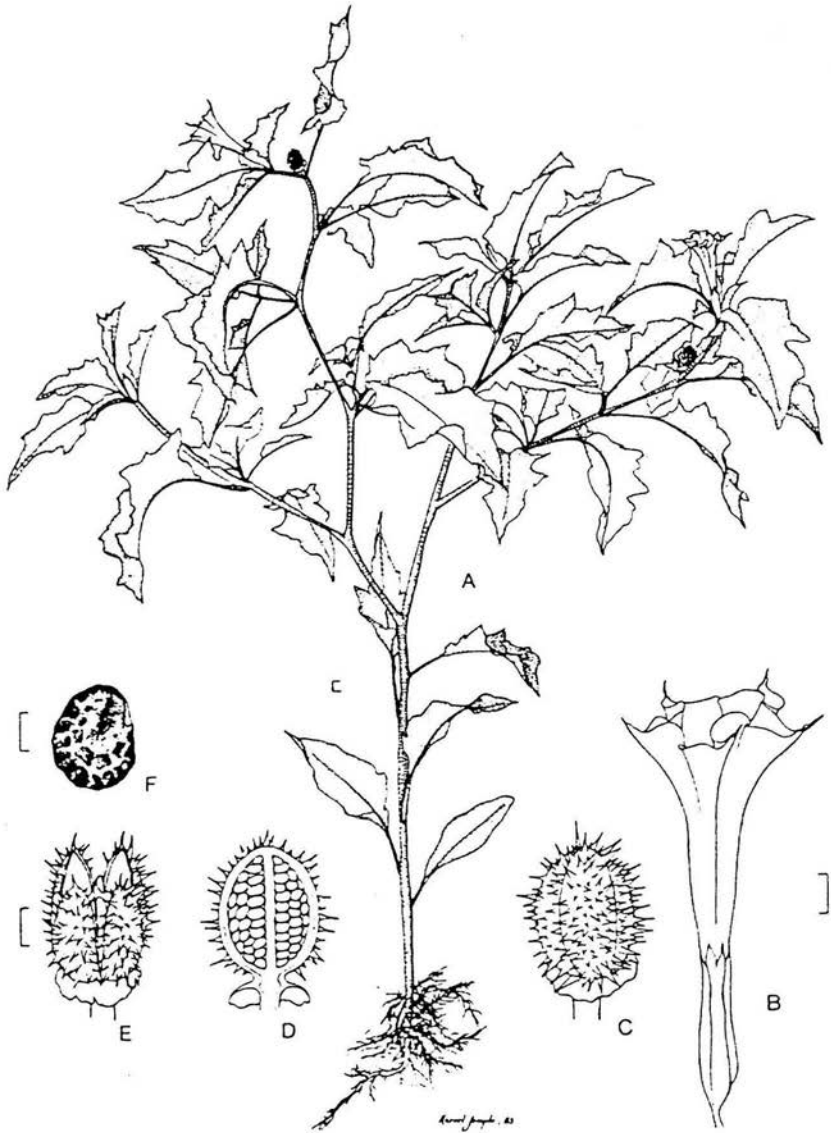


Figura 1. *Datura stramonium*. A. Aspecto de la planta adulta. B. Flor. C. Fruto. D. Corte longitudinal de un fruto maduro. E. Fruto maduro abierto. F. Semilla.

### *Diseño experimental para medir la variación genética del largo de corola y la hercogamia*

Durante el mes de noviembre de 1998 se colectaron los frutos de 94 plantas de *D. stramonium* procedentes de la población natural de Ticumán. De cada fruto se seleccionaron 50 semillas que se sembraron en macetas de plástico de 3 litros en el invernadero del Instituto de Ecología: UNAM. De las 94 frutos, 57 tuvieron suficientes plántulas germinadas. La primer plántula germinada de cada fruto fue transplantada individualmente a una maceta. Cuando las plantas comenzaron a florecer (enero 1999) se realizaron cruza controladas de acuerdo con el diseño conocido como Carolina del Norte I (fig. 2) (ver Lawrence, 1984). Este diseño permite estimar el componente aditivo de la variación fenotípica, necesario para determinar la variación genética de un atributo. Diecinueve plantas fueron asignadas aleatoriamente para servir como donadores de polen (plantas padre) y 38 como receptoras (plantas madre). Cada planta padre se apareó con un par de plantas madres. A su vez, este par de plantas madre únicamente se entrecruzaron con la planta padre que les fue asignada (fig. 2). Las cruza controladas consistieron en la transferencia de polen de las anteras de la planta padre sobre el estigma de las plantas madre, *ad libitum*. Las plantas que funcionaron como madre fueron emasculadas antes de la antesis para evitar la autopolinización autónoma y aquella provocada por la manipulación. En las plantas madre cada flor polinizada manualmente se marcó con alambre de color para identificarla posteriormente.

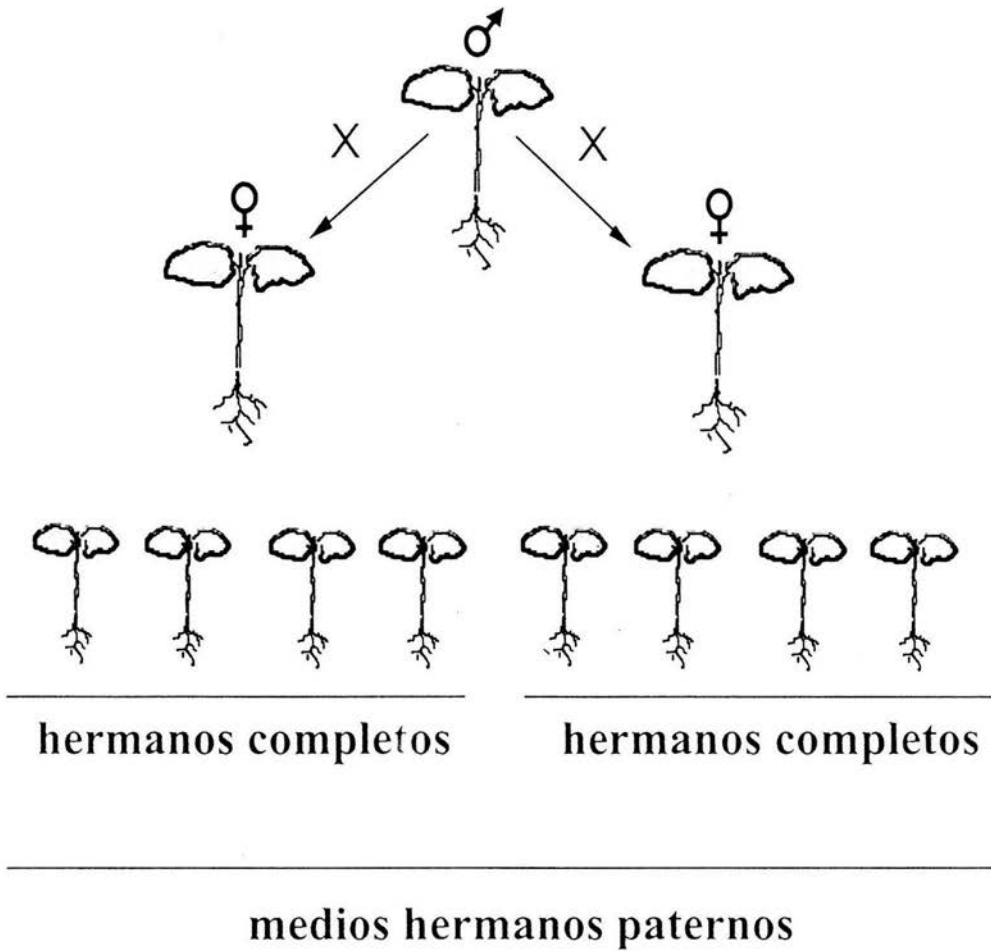


Figura 2. Diseño de cruces dialélicas (Carolina del Norte I).

A finales de mayo de 1999 se cosecharon los frutos de las plantas hembra, obteniéndose 19 familias de medios hermanos paternos (38 familias de hermanos completos). De cada familia de hermanos completos se eligieron aproximadamente 50 semillas de un fruto y se almacenaron a 5° C durante tres semanas para incrementar la tasa de germinación (Fornoni y Núñez-Farfán, 2000). Posteriormente las semillas fueron lavadas en una solución de hipoclorito de sodio al 6%, alcohol al 70% y agua durante 5 minutos, para evitar la proliferación de hongos durante la germinación. A principios de junio del mismo año, las semillas se sembraron en macetas de plástico de 0.5 litros usando suelo comercial y se colocaron en el invernadero. De las semillas que germinaron se seleccionaron las 6 primeras plántulas por madre y se transplantaron a macetas individuales cuando produjeron la primer hoja. Para evitar efectos de la luz en el crecimiento de las plántulas se rotaron de lugar periódicamente. Como resultado de este procedimiento se obtuvieron un total de 200 plántulas correspondientes a 19 padres, 38 madres con 4-6 réplicas por madre. A finales de julio de 1999, las progenies fueron sembradas en una parcela experimental (22 × 50 m) en Ticumán. El suelo de la parcela se preparó previamente para evitar la proliferación de malezas, y la competencia con las plántulas de *D. stramonium*. Las plantas se sembraron a 1 m de distancia entre ellas de acuerdo con un diseño aleatorizado.

Cuando las plantas alcanzaron la edad reproductiva (Noviembre 1999), se midió el largo de corola y la hercogamia para cada planta con un vernier digital de precisión 0.01 mm (Mitutoyo Corp., Tokio, Japón) (fig. 3).

El largo de la corola y los niveles de hercogamia fueron utilizados para determinar la presencia de variación genética aditiva en ambos atributos florales. Al final de la etapa reproductiva se colectaron todos los frutos maduros. Para obtener una medida de la adecuación individual por vía materna se estimó el número total de semillas a partir del volumen de cada uno de los frutos producidos por cada planta. Para calcular el volumen, en cada uno de los frutos colectados se midió la altura, diámetro mayor y diámetro menor con un vernier digital. El volumen es el producto de la multiplicación de las tres medidas. Con la medida del volumen por fruto se estimó el número de semillas como: número de semillas = 0.026 (volumen); ( $r^2 = 0.984$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 35$ ).

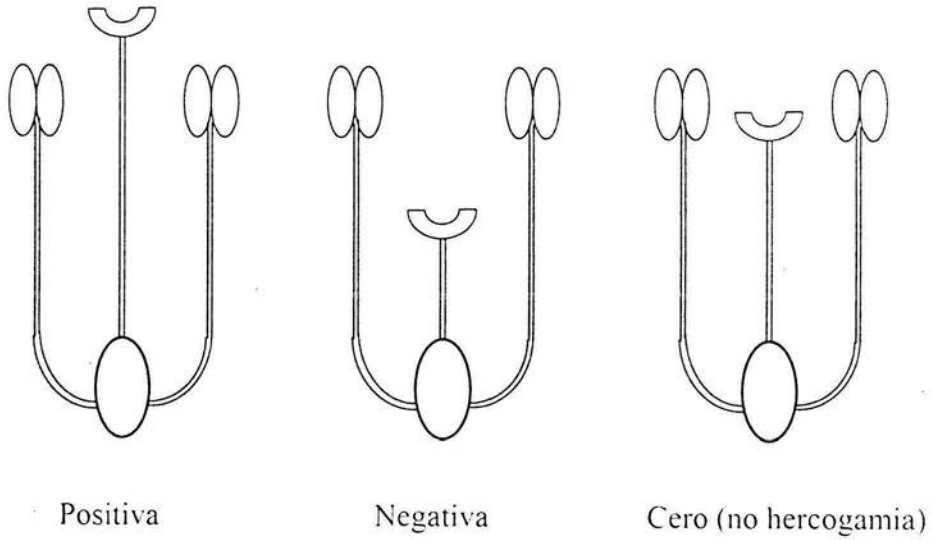


Figura 3. Niveles de herkogamia en *Datura stramonium*



### *Experimento de Garantía Reproductiva*

Para determinar la magnitud de la Garantía Reproductiva de la autofertilización, se utilizaron 35 plantas que no se incluyeron en los análisis de variación genética. En cada planta se realizaron dos tratamientos pareados según la metodología propuesta por Schoen y Lloyd (1992). El método consiste en comparar la producción de semillas de flores que se polinizan naturalmente con respecto a flores emasculadas en la misma planta como un procedimiento experimental para medir la *garantía reproductiva* de la autopolinización autónoma. Si la cantidad de semillas producidas por las flores de polinización natural ( $S_c$ ) es mayor que aquellas de las flores de entrecruzamiento ( $S_e$ ) en ausencia de geitonogamia, la autofertilización autónoma (aquella no mediada por polinizadores) (Schoen y Lloyd, 1992) ofrecería *garantía reproductiva* (R). La *garantía reproductiva* se estima como:

$$R = S_c - S_e$$

Debido a que las flores de *Datura stramonium* alcanzan la antésis de noche y que además sólo duran abiertas un día, todas las flores no asignadas a un tratamiento en una planta fueron eliminadas para evitar la geitonogamia. Así, la diferencia positiva en la producción de semillas entre los tratamientos control y de entrecruzamiento reflejó exclusivamente la capacidad de producir semillas por medio de la autofertilización autónoma. Los tratamientos se aplicaron de manera secuencial para que durante una noche cada planta únicamente tuviera flores de uno u otro tratamiento.

Para el tratamiento control se marcaron flores antes del anochecer que fueran a alcanzar la antésis esa noche. Para el tratamiento de entrecruzamiento se emascularon todas las flores disponible en una planta 12 horas antes de la antésis para evitar la autofertilización adelantada (aquella que ocurre antes de la antésis como resultado de la protándria). Por lo tanto la producción de semillas de estas flores se debió exclusivamente al entrecruzamiento. Para asegurar una fuente de polen para las flores de entrecruzamiento, la aplicación de los tratamientos se realizó de manera aleatoria en la mitad de las plantas disponibles por día. Las flores manipuladas para cada tratamiento fueron identificadas para estimar la proporción de flores que produjeron fruto (fruit-set). Los frutos correspondientes a cada tratamiento se identificaron con anillos de diferente color. Los tratamientos se aplicaron sucesivamente en cada planta hasta asegurar al menos 1 fruto maduro por tratamiento por planta.

## **Análisis de datos**

### *Garantía Reproductiva*

La Garantía Reproductiva por cada planta se estimó utilizando el número de flores que produjeron fruto (fruit-set) y el número total de semillas por fruto para 35 plantas. Se realizaron *t*-pareadas para cada variable de respuesta para determinar el efecto del tratamiento (Herlihy y Eckert, 2002), utilizando el programa JMP (SAS 1995). Este análisis controla cualquier efecto del tamaño de las plantas en la producción de frutos y semillas.

### *Variación genética aditiva para el tamaño floral y la hercogamia*

Para determinar la presencia de variación genética aditiva para el largo de corola y la hercogamia se realizaron ANDEVAS anidados (Modelo II: Sokal y Rohlf, 1995) para cada atributo por separado. Los términos Padres y Madres (Padres) del ANDEVA fueron considerados como aleatorios. La  $F$  para el término Padres se calculó utilizando como denominador el Cuadrado Medio del término Madres anidadas en Padres. Los errores mostraron una distribución normal de acuerdo con la prueba de Shapiro-Wilk (tamaño floral:  $W = 0.9816$ ,  $P = 0.5494$ ; hercogamia:  $W = 0.9908$ ,  $P = 0.9700$ ).

La varianza genética aditiva ( $\sigma^2_A$ ), que en el caso de medios hermanos paternos se estima como la covarianza entre ellos y se obtiene mediante la fórmula  $1/4\sigma^2_A$ . Esta fracción es un estimado de la varianza fenotípica atribuible a los padres y refleja la proporción de la varianza total sobre la cual puede actuar la selección (Lynch y Walsh, 1998). La heredabilidad en el sentido estricto ( $h^2_n$ , que es la fracción de la varianza fenotípica total de un carácter determinada por la varianza genética aditiva, Falconer, 1981; Roff, 1997; Lynch y Walsh, 1998) se obtuvo a partir de los componentes de varianza genéticos como:  $h^2_n = 4 (\sigma^2_p / \sigma^2_t)$ , donde  $\sigma^2_p$  es el componente de varianza esperado debido a los padres,  $\sigma^2_t$  es la varianza fenotípica total ( $\sigma^2_t = \sigma^2_p + \sigma^2_m + \sigma^2_c$ ), donde  $\sigma^2_m$  es el componente de varianza esperado debido a las madres anidadas dentro de padres, y  $\sigma^2_c$  es el componente de varianza esperado del error (aquel atribuido a la variación de la progenie dentro de madres anidadas dentro de padres). La significancia y los errores estándar de la heredabilidad de

la hercogamia y del tamaño de la flor fueron estimados usando la técnica paramétrica de re-muestreo conocida como "Jackknife" (Sokal y Rohlf, 1995). Esta técnica permite obtener pruebas de *t* de Student e intervalos de confianza de un parámetro estadístico (es decir,  $h^2_n$ ) cuya distribución se desconoce (ver aplicación en Núñez-Fárfan, 1991). El procedimiento implica el cálculo de la heredabilidad eliminando cada vez una familia paterna. Este procedimiento se realiza  $(n - 1)$  veces, donde  $n$  es el número de familias paternas. De esta manera, se obtienen los pseudovalores ( $\phi_i$ , pseudo-heredabilidad), como  $\phi_{i-1} = (h^2_{i-1} \cdot n) - [(n - 1) \cdot h^2_{i-1}]$ , donde  $h^2_{i-1}$  es la heredabilidad estimada eliminando cada vez una familia paterna, y  $h^2_n$  es la heredabilidad verdadera (es decir, la estimada con  $n$  familias). El estadístico de las  $\phi$  se obtiene a partir de su media como  $\bar{\phi} = [(\sum \phi) / n]$ .

El error estándar aproximado de  $\bar{\phi}$  se define como

$$S_{\phi} = \sqrt{\frac{\sum (\phi_i - \bar{\phi})^2}{(n * n - 1)}}.$$

Para determinar si las heredabilidades son significativamente diferentes de cero fueron aplicadas pruebas de *t* ( $\alpha = 0.05$ , g.l. =  $n - 1$ ). Finalmente, con  $\bar{\phi}$  y  $S_{\phi}$ , se pueden construir los intervalos de confianza como (ver Arvesen y Schmitz, 1970

: Sokal y Rohlf, 1995):

$$\bar{\phi} \pm (t_{\alpha} = 0,05, \text{ g.l.} = (n - 1) * S_{\phi})$$

### *Correlaciones fenotípicas y genéticas*

Las correlaciones fenotípicas entre la hercogamia y tamaño de la flor fueron estimadas usando el coeficiente de correlación de Pearson (Rausher y Simms, 1989) y las genéticas usando el valor promedio de ambos caracteres de cada progenitor paterno.

### *Análisis de selección natural sobre el largo de corola y la hercogamia*

Previo a los análisis de selección, la hercogamia y el tamaño de la flor fueron estandarizados con media igual a 0 y desviación estándar igual a 1 (Lande y Arnold, 1983). La adecuación relativa ( $w_i$ ) para una planta fue estimada como  $w_i = W_i / \bar{W}$ , donde  $W_i$  es el número total de semillas de la planta  $i$ , y  $\bar{W}$  es la media poblacional para este carácter. Por lo tanto,  $\bar{W} = 1$  (Lande y Arnold, 1983). La adecuación relativa y las variables estandarizadas fueron utilizadas en los análisis de selección. La estandarización de ambas variables permite que los gradientes de selección estimados sean comparables en unidades de desviación estándar de las variables sin transformar (Lande y Arnold, 1983; Núñez-Farfán, 1991; Nagy, 1997). La intensidad, el modo y la dirección de la selección natural sobre la longitud de la corola y la hercogamia fueron estimados mediante un análisis de regresión múltiple (Lande y Arnold, 1983). Los análisis de regresión múltiple lineal y cuadrática fueron realizados por separado para evitar sesgos en la estimación de los gradientes lineales (Lande y Arnold, 1983). Los análisis de regresión se realizaron sobre los valores fenotípicos y reproductivos (Lande y Arnold, 1983). Los gradientes de selección fueron estimados usando el programa

FREE-STAT (versión 1.10; Michell-Olds, 1989). Las pruebas de significancia (pruebas de  $t$ ) y errores estándar de los gradientes de selección fueron obtenidos con el procedimiento de "Jackknife" también en FREE-STAT (Dudley, 1996; Valverde et al. 2003:). Los estimados derivados del "Jackknife" son robustos a las desviaciones de normalidad de los residuales (Michell-Olds, 1989). El procedimiento de "Jackknife" se aplicó únicamente para los gradientes de selección significativos.

## Resultados

### *Garantía reproductiva*

En promedio la proporción de flores que produjeron frutos (fruit-set) en el tratamiento control fue de  $0.6037 \pm 0.041$  (media = error estándar) y en el tratamiento de entrecruzamiento fue de  $0.4264 \pm 0.043$  (Fig. 4A). Con respecto a la producción de semillas, los frutos correspondientes al tratamiento de polinización natural produjeron  $287.12 \pm 18.93$  semillas (media  $\pm$  error estándar), mientras que los frutos del tratamiento de entrecruzamiento produjeron  $144.71 \pm 18.39$  semillas (Fig. 4B). Las flores control produjeron un 30% más frutos y un 50% más de semillas que las flores emasculadas. Los resultados de las pruebas de *t*-pareadas indicaron que para ambos atributos se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos (fruit-set:  $t_{(0,05,34)} = 3.08$ ,  $P < 0.0041$ ,  $n = 35$ ; semillas por fruto:  $t_{(0,05,34)} = 6.82$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 35$ ). Dado que la posibilidad de geitonogamia fue completamente eliminada en el experimento, los resultados indicaron que en la población experimental de Ticumán, la capacidad de producir semillas mediante la autofertilización autónoma ofreció Garantía Reproductiva.

### *Variación genética aditiva para el largo de corola y la hercogamia*

El valor promedio para la longitud de la corola fue de  $8.87 \pm 0.70$  cm (media  $\pm$  error estándar), con un rango de variación de 6.68 a 10.59 cm. El valor promedio para la hercogamia fue de  $-1.39 \pm 0.12$

mm, con un rango de variación de  $-4.93$  mm (estigma debajo de las anteras) a  $1.0$  mm (estigma arriba de anteras). El análisis de variación genética sólo consideró a aquellas familias paternas para las cuales se contó con suficientes réplicas por madre (4 plantas por madre). Así se eliminaron 7 familias paternas de las 19 que originalmente se sembraron. Los resultados del análisis de variación genética para ambos atributos detectaron un componente significativo asociado a los padres indicando que tanto el largo de corola como la magnitud de la hercogamia son atributos heredables (Tabla 1, fig. 5). El análisis de los componentes de varianza para el largo de corola reveló que el componente paterno representa un 14.15 % de la varianza fenotípica total, equivalente a una heredabilidad,  $h^2_{\text{v}} = 0.56$ . El jackknife para determinar el intervalo de confianza reveló que el límite inferior se sobrelapa con cero ( $L_i = -0.28$ ), por lo que no es posible concluir que dicho estimado es significativo ( $P > 0.05$ ). Para el caso de la hercogamia el componente paterno representó un 22.33 %, equivalente a una heredabilidad  $h^2_{\text{v}} = 0.89$ . Sin embargo, el límite de confianza inferior ( $L_i = -0.58$ ) indicó que no es posible concluir que la heredabilidad de la hercogamia es significativamente diferente de cero ( $P > 0.05$ ).



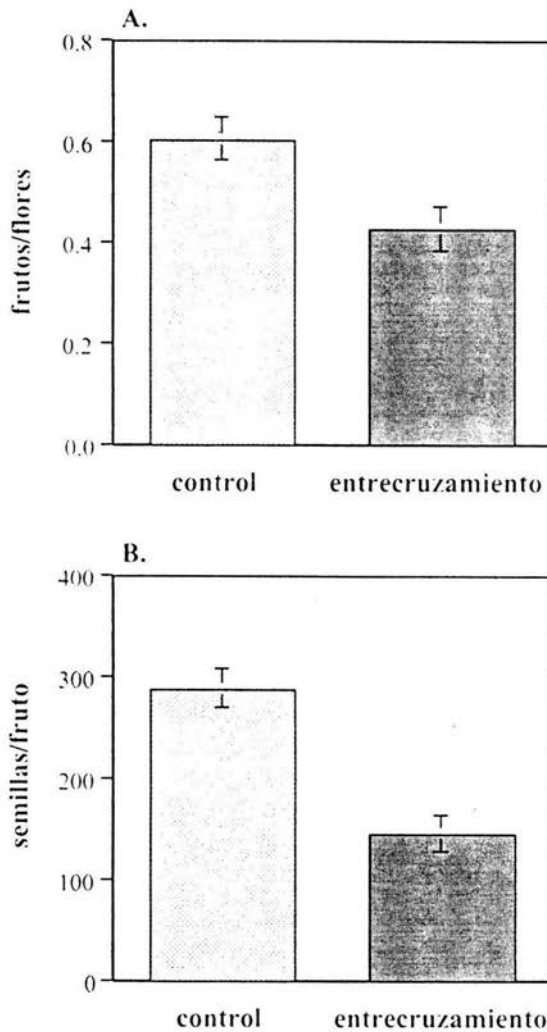


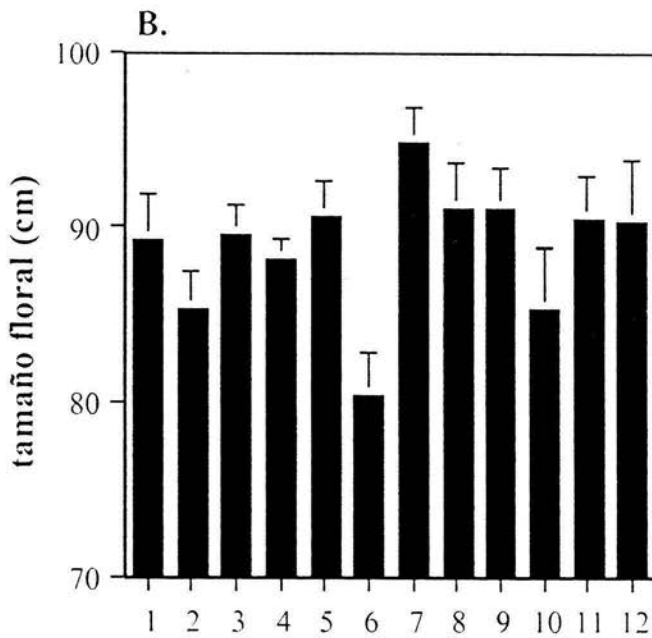
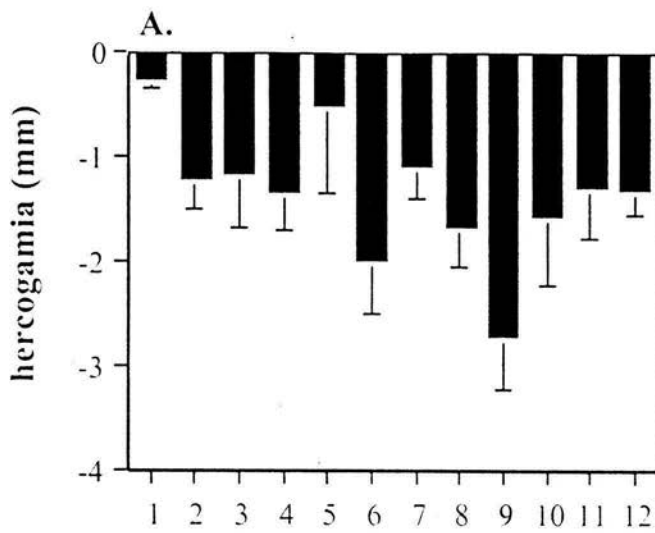
Figura 4. Promedio ( $\pm 1$  EE) para la proporción de flores que produjeron frutos (A), y el número de semillas por fruto (B) en los tratamientos control (flores no manipuladas) y de entrecruzamiento (flores emasculadas) en una población experimental de *Datura stramonium* en la localidad de Ticumán, Morelos.

A. Frutos/flores:  $t_{(0,05,34)} = 3.08$ ,  $P < 0.0041$ ,  $n = 35$

B. Semillas/fruto:  $t_{(0,05,34)} = 6.82$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 35$

Tabla 1. Análisis de varianza anidado para examinar la variación genética aditiva en el tamaño floral y la hercogamia en una población experimental de *Datura stramonium* en el Centro de México (Ticumán, Morelos). Para ambos análisis se utilizaron Sumas de Cuadrados Tipo III. Las  $F$ 's para el componente paternos se calcularon utilizando los CM del término Madres (Padres) como denominador.

Carácter	Fuente de Variación	g.l.	CM	$F$	$P$
Largo corola	Padres	11	142.045	2.82	<b>0.0436</b>
	Madres (Padres)	12	50.260	0.89	0.5530
	error	104	56.063		
Hercogamia	Padres	11	3.695	3.39	<b>0.0227</b>
	Madres (Padres)	12	1.088	0.87	0.5715
	error	74	1.239		



**Padres**

Figura 5. Valores promedio ( $\pm 1EE$ ) para la hercogamia (A) y el tamaño floral (B) en 12 familias de medios hermanos paternos de *Datura stramonium*.

### *Correlación fenotípica y genética entre el largo de corola y la hercogamia*

Se detectó una correlación fenotípica negativa entre el largo de corola y la hercogamia ( $r = -0.1997$ ,  $P = 0.0238$ ,  $n = 128$ ). Es decir que a medida que el largo de corola aumenta la hercogamia se hace más positiva (estigma arriba de las anteras) (fig. 6). La correlación genética no fue significativa ( $r = 0.3573$ ,  $P = 0.2543$ ,  $n = 12$ ). A partir de un análisis sobre el poder de la prueba se determinó que para un nivel de significancia de 0.05 la correlación entre ambos caracteres tendría que ser al menos 0.575983.

### *Selección natural sobre el tamaño floral y la hercogamia*

Se detectó selección direccional negativa y estabilizadora para el largo de corola (Tabla 2 y 3, fig. 7). No se detectó selección lineal ni cuadrática sobre la hercogamia (Tabla 2 y 3). Tampoco se detectó selección correlativa sobre el largo de corola y la hercogamia. El análisis de selección a nivel genético para el largo de corola y la hercogamia no fue significativo en el modelo lineal ( $F_{(2,9)} = 0.6668$ ,  $P = 0.5370$ ,  $n = 12$ ) ni en el cuadrático ( $F_{(5,6)} = 0.2644$ ,  $P = 0.9171$ ,  $n = 12$ ).

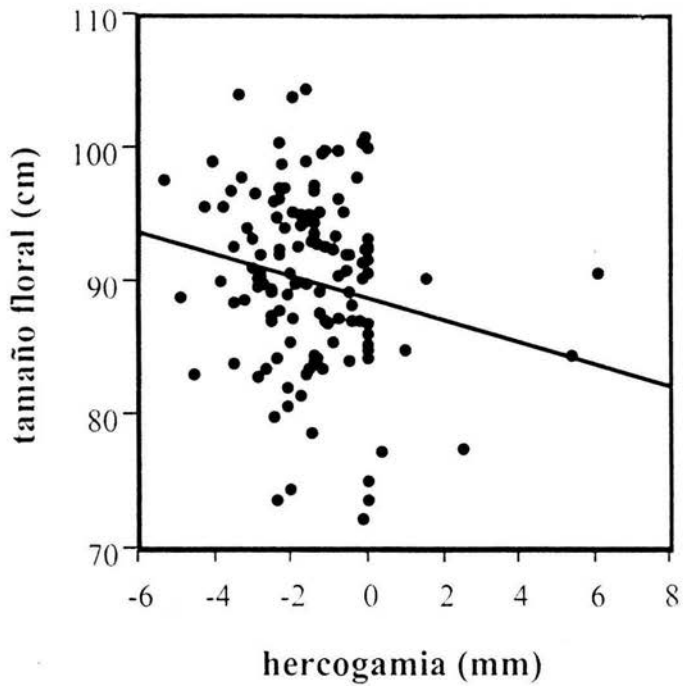


Figura 6. Correlación fenotípica ( $r = -0.1997$ ,  $P = 0.0238$ ,  $n = 128$ ) entre el tamaño floral y la hercogamia para *Datura stramonium*. Cada par ordenado corresponde al valor fenotípico promedio de una planta de la población experimental.

Tabla 2. Resultados del análisis de selección sobre el tamaño floral y la hercogamia en una población experimental de *Datura stramonium* en el Centro de México (Ticumán, Morelos). Los gradientes direccionales se estimaron en un modelo donde únicamente se incluyeron los términos lineales. Entre paréntesis se presenta el error estándar de los gradientes de selección direccional ( $\beta$ ) y cuadrático ( $\gamma$ ).

N = 128. \*  $P = 0.0523$ . \*\*  $P = 0.0011$ .

Carácter	$\beta$	$\gamma$	
		Largo corola	Hercogamia
Largo corola	-0.1247* (0.0636)	-0.1576** (0.0472)	
Hercogamia	0.0642 (0.0612)	-0.0114 (0.0721)	0.0146 (0.0252)

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza de la regresión para el análisis de selección. **A.** Modelo lineal. **B.** Modelo cuadrático. El modelo lineal explicó un 3% de la varianza, mientras que el modelo cuadrático explicó un 10%. Para ambos modelos se utilizó la suma de cuadrados tipo III.

**A.**

Fuente de variación	g.l.	SC	<i>F</i>	<i>P</i>
Modelo	2	2.8197	2.99	<i>0.0534</i>
error	125	58.7529		

**B.**

Modelo	5	8.4245	3.86	<b>0.0027</b>
error	122	53.1482		

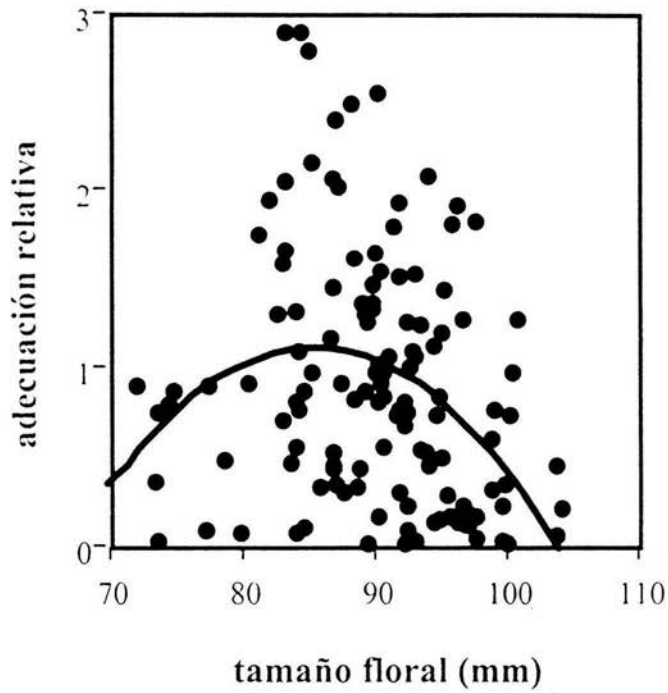


Figura 7. Relación entre la adecuación relativa y el tamaño floral en *Datura stramonium*. El ajuste cuadrático representa el resultado del análisis de selección (ver Tabla 2).



## Discusión

Los resultados de este estudio revelaron que en una población experimental de *Datura stramonium*, la autofertilización autónoma (aquella no mediada por polinizadores) permitió que las plantas produjeran en promedio un 65% más semillas totales por individuo con respecto a individuos que solo tuvieron la oportunidad de entrecruzarse. Es decir, la autofertilización ofreció *garantía reproductiva*. El análisis de selección sobre el tamaño floral y la hercogamia indicó que la selección natural actúa de manera negativa y estabilizadora sobre el tamaño floral, mientras que no se detectó selección sobre la hercogamia. La correlación fenotípica entre ambos atributos florales fue negativa y significativa, lo que sugiere que están respondiendo al mismo factor ambiental. La correlación genética no fue significativa, lo que sugiere que ambas características están determinadas por distintos grupos de genes o que existe un bajo poder de la prueba para detectar un efecto. El análisis de variación genética para ambos caracteres detectó diferencias entre padres, aunque la estimación de la magnitud de la heredabilidad indicó que para la población experimental las heredabilidades observadas no difirieron de cero lo que sugiere que la variación de ambos caracteres se erosionó o porque existe un bajo poder de prueba para detectarla.

Estudios previos indican que *Datura stramonium* presenta niveles de depresión por endogamia menores a 0.4, y que se expresa únicamente en la producción de frutos ( $\delta = 0.25$ ) y en el número promedio de semillas por fruto ( $\delta = 0.39$ ) (Núñez-Farfán et al. 1996; Stone y Motten 2002). Por lo tanto la estimación de la magnitud de la *garantía reproductiva* a través del fruit-set y el número de semillas

ya considera el costo de la depresión por endogamia (reducción en la producción de frutos y en el número de semillas). En este sentido, el beneficio de la autofertilización (*garantía reproductiva*) parece ser más alto que el costo (depresión por endogamia). Sin embargo, el costo de la autofertilización también podría verse incrementado si los granos de polen y óvulos que se utilizan para autofertilización restan oportunidades de incrementar el éxito reproductivo a través del entrecruzamiento. El descuento de polen ( $D_m$ ) representa la cantidad de granos de polen que no están disponibles para el entrecruzamiento como resultado de la autofertilización (Uyenoyama, 1991). De la misma manera, el descuento de semillas ( $D_r$ ) representa aquella proporción de óvulos que se pierden de entrecruzarse como consecuencia de la autofertilización (Lloyd 1992). Por lo tanto el descuento de semillas es inversamente proporcional a la magnitud de la *garantía reproductiva*. Tanto el descuento de polen como el de semillas se expresan como una tasa que varía entre cero y uno.

El modo de autofertilización es de vital importancia para entender las circunstancias en las que la selección natural favorece la autofertilización con respecto al entrecruzamiento en el éxito reproductivo de los individuos (Lloyd y Schoen 1992; Levri 1988). Si la autofertilización autónoma ocurre antes del entrecruzamiento por ejemplo en la protándria, cleistogamia, geitonogamia las oportunidades para que ocurra descuento de semillas y de polen son mayores que si la autofertilización ocurre después del entrecruzamiento como ocurre en la protoginia y casmogamia (Mallick, 2001).

En el modelo de Lloyd (1992), la condición necesaria para que evolucione la autofertilización es:

$$2(1 - \delta) > D_m + D_f$$

donde:

$\delta$  = depresión endogámica

$D_m$  = descuento de polen

$D_f$  = descuento de semillas

Esta desigualdad indica que cuando la pérdida en la producción de semillas ( $D_f$ ) y de pólen ( $D_m$ ) para entrecruzamiento como resultado de la autofertilización sea menor a la ganancia en semillas por autofertilización ponderada por la magnitud de la depresión endogámica  $2(1 - \delta)$ , la autofertilización se verá favorecida. El doble producto resulta de la diferencia en el número de gametos que aportan a un cigoto un evento de autofertilización comparado con uno de entrecruzamiento (costo de la meiosis).

En general, cuando la autofertilización ofrece *garantía reproductiva*, el descuento de semillas es muy pequeño,  $D_f \cong 0$ , debido a que las plantas anuales no pueden incrementar su éxito reproductivo femenino mediante el entrecruzamiento. A su vez cuando esto ocurre, el descuento de polen también es probable que sea nulo o muy pequeño  $D_m \cong 0$ , debido a condiciones adversas para la polinización (Lloyd 1992).

$$D_m + D_f = 0.$$

Por lo tanto, en este escenario si la depresión por endogamia es menor a 1, entonces la autofertilización siempre es favorecida.

Los resultados para *Datura stramonium* indican que la *garantía Reproductiva* es significativamente mayor a cero. Si asumimos que bajo estas condiciones el descuento de semillas y posiblemente el de polen son muy bajos, la autofertilización sería favorecida. La velocidad de fijación de un mutante que se autofertilizara completamente dependerá del grado de depresión endogámica, que para esta especie varía entre 0.25 y 0.39. Si  $D_m + D_r > 0$ , considerando el umbral más alto de depresión endogámica, los costos para que la autofertilización se vea favorecida ocurre cuando  $D_m + D_r < 1.22$  dado que  $2(1 - 0.39) = 1.22$ .

En la actualidad pocos estudios han cuantificado el descuento de polen (Holsinger et al. 1984; Lloyd y Schoen 1992; Chang y Rausher 1998) y semillas (Lloyd 1992; Chang y Rausher 1998). Dado que *D. Stramonium* es una especie donde una proporción significativa de las semillas producidas por autofertilización es resultado de la autofertilización que ocurre antes de la antésis (autofertilización adelantada *sensu* Lloyd 1992), el supuesto de que el descuento de polen es bajo en esta especie parece razonable. Sin embargo, ningún estudio a cuantificado la importancia relativa de ambos factores en el costo total de la autofertilización, por lo que la validez de dicho supuesto debe ser puesto a prueba en futuros estudios.

El análisis de selección sobre el tamaño floral resultó consistente con la presencia de un beneficio asociado a la autofertilización. El patrón de selección negativo para el tamaño floral apoya la hipótesis de que esta estructura no ofrece ningún

beneficio cuando la reproducción ocurre principalmente por autofertilización. Además la presencia de selección negativa sugiere la presencia de costos asociados a la asignación de recursos a la estructura floral (Charnov, 1982; Martínez del Río y Búrquez, 1986). La detección de un patrón de selección estabilizador sugiere que la reducción o incremento en el tamaño floral podría estar restringida por covariación con otros atributos reproductivos (Morgan y Barrett, 1989), por interacciones de herbivorismo (Mutikainen y Delph, 1996; Strauss et al., 1996; Strauss, 1997; Strauss y Ambruster, 1997; ), por depredación de semillas (Kudoh y Whigham, 1998), o por conflictos entre la función masculina y femenina (Rausher y Chang, 1999; Thompson, 2001). Por ejemplo, la correlación entre el tamaño floral y la hercogamia indica que si el largo de corola se redujera a los niveles más bajos de su rango de variación, esto produciría la ausencia de solapamiento entre las anteras y el estigma afectando posiblemente los niveles de autofertilización (Stone y Motten 2000).

En resumen en *Datura stramonium* la ventaja de la autopolinización autónoma de proveer *garantía reproductiva* sugiere que el sistema de apareamiento se mantendría en autofertilización. La evolución por selección natural del tamaño floral y la hercogamia bajo condiciones de autofertilización es factible siempre y cuando se origine nueva variación genética. Las correlaciones entre el largo floral y la hercogamia indican que son caracteres que pueden evolucionar de manera independiente. En conclusión los resultados apoyan la hipótesis de la *garantía reproductiva* como un mecanismo que favorece la evolución de la autofertilización.

Literatura citada:

- Affre, L. y Thompson, J. D. 1999. Variation in self-fertility, inbreeding depression and levels of inbreeding in four *Cyclamen* species. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 113-122
- Andersson, S. 1996. Floral variation in *Saxifragata granulata*: phenotypic selection, quantitative genetics and predicted response to selection. *Heredity* 77: 217-223
- Ashman, T. L. 1999. Determinants of sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 648-661
- Arvensen, L. N. y Schmitz, T. H. 1970. Robust procedures for variance component problems using the jackknife. *Biometrics* 26: 677-686
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. En Baker, H. G. y Stebbins, G. L. *Genetics of Colonizing Species*. New York Academic Press. Pp. 147-172
- Barrett, S. C. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284
- Barrett, S. C. y Eckert, C. G. 1990. Variation and evolution in mating systems in seed plants. En Kawano, D. (ed.). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Academic Press, New York. Pp. 229-254

- Barrett, S. C., Morgan, M. T. y Husband, B. C. 1989. The dissolution of a complex genetic polymorphism: the evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution* 43(7): 1398-1416
- Barrett, S. C., Harder, L. D. y Worley, A. C. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B* 351: 1271-1280
- Belaoussoff, S. y Shore, J. S. 1995. Floral correlates and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution* 49(3): 545-556
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B, Biological Sciences* 224: 223-265
- Brody, A. K. 1992. Ovoposition choices by a pre-dispersal seed predator (*Hylemya* sp.). I. Correspondence with hummingbird pollinators, and the role of plant size, density and floral morphology. *Oecologia* 91: 56-62
- Brody, A. K. y R. J. Mitchell. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 110: 86-93
- Brown, A. H. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown, A. H., Clegg, M., Kahlen, A. L. y Weir, B. S. eds. *Plant*

population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Mass. Pp. 43-63

Campbell, D. R. 1996. Evolution of floral traits in a hermaphroditic plant: field measurements of heritabilities and genetic correlations. *Evolution* 50(4): 1442-1453

Campbell, D. R., Waser, N. M., Price, M. V., Lynch, A. y Mitchell, R. J. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467

Campbell, D. R., Waser, N. M. y Price, M. V. 1994. Indirect selection of stigma position in *Ipomopsis aggregata* via a genetically correlated trait. *Evolution* 48: 55-68

Carr, D. E. y Fenster, C. B. 1994. Levels of genetic variation and covariation for *Mimulus* (Scrophulariaceae) floral traits. *Heredity* 72: 606-618

Chang, S. y Rausher, M. 1998. Frequency-dependent pollen discounting contributes to maintenance of a mixed mating system in the common morning glory *Ipomea purpurea*. *The American Naturalist* 152(5): 671-683

Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268

Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.



- Clegg, M. T. y Epperson, B.K. 1988. Natural selection on flower color polymorphism in morning glory populations. En: Gottlieb, L. y Jain S. K. (eds.). *Plant Evolutionary Biology*. Chapman-Hall, London.
- Conner, J. K. 1997. Floral evolution in wild radish: the roles of pollinators, natural selection, and genetic correlations among traits. *International Journal of Plant Sciences* 158 suplemento 6: S108-S120
- Conner, J. K. y Rush, S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105: 509-516
- Conner, J. K. y Via, S. 1993. Patterns of phenotypic and genetic correlations among morphological and life-history traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Evolution* 47: 704-711
- Conner, J. K., Davis, R. y Rush, S. 1995. The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104: 234-245
- Cuevas, G. E. 1996. Tasa de entrecruzamiento, vecindario genético y tamaño efectivo de la población en *Datura stramonium*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Damgaard, C. y Loeschcke, V. 1994. Inbreeding depression and dominance-suppression competition after inbreeding in rapeseed (*Brassica napus*). *Theoretical and Applied Genetics* 88: 321-323

- Darwin C. 1868. The variation of animals and plants under domestication. 2 vols. Murray, London.
- Darwin, C. 1876. The effects of Cross- and Self-Fertilization in the Vegetable Kingdom. Murray, London.
- Dole, J. A. 1992. Reproductive assurance mechanisms in three taxa of the *Mimulus guttatus* complex (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 79(6): 650-659
- Dudley, S. A. 1996. Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: a test of adaptative hypothesis. Evolution 50: 92-102
- Eckert, C. G. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. Ecology 81(2): 532-542
- Eckert, C. G. y Schaefer, A. 1998. Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? American Journal of Botany 85(7): 919-924
- Elle, E. 1998. The quantitative genetics of sex allocation in the andromonoecious perennial, *Solanum carolinense* (L.). Heredity 80: 481-488
- Ennos, R. A. 1981. Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of *Ipomea purpurea* (Convolvulaceae). Genetica 57: 93-98

- Falconer, D. S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Longman, London.
- Fausto, J. A., Eckhart, V. M. y Geber, M. A. 2001. Reproductive assurance and the evolutionary ecology of self-pollination in *Clarkia xantiana* (Onagraceae). American Journal of Botany 88(10): 1794-1800
- Fisher, R. A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. Annals Eugenics 11: 53-63
- Fishman, L. y Wyatt, R. 1999. Pollinator-mediated competition, reproductive character displacement, and the evolution of selfing in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). Evolution 53(6): 1723-1733
- Fornoni, J. y Núñez-Farfán, J. 2000. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and cost for tolerance to defoliation. Evolution 54(3): 789-797
- Frazer, J. E., y Marquis, R. J. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinoideae). American Journal of Botany 81: 206-215
- Galen, C. 1996. The evolution of floral form: insights from an alpine wildflower, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). En Lloyd, D. G. y Barrett, S. C. Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman & Hall, New York. Pp. 273-291

- Galen, C. 2000. High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *The American Naturalist* 156(1): 72-83
- Galen, C. y Stanton, M. L. 1989. Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot. *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 76: 419-426
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía. UNAM. México
- Gómez, J. M. 2002. Self-pollination in *Euphrasia willkommii* Freyn (Scrophulariaceae) an endemic species from alpine of Sierra Nevada (Spain). *Plant Systematics and Evolution* 232: 63-71
- Goodwillie, C. 1999a. Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *leptosiphon* (Polemoniaceae): Phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. *Evolution*. 53(5): 1387-1395
- Goodwillie, C. 1999b. Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self incompatible annual. *American Journal of Botany* 86(7): 948-954
- Goodwillie, C. 2001. Pollen limitation and the evolution on self-compatibility in *Linanthus* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162(6): 1283-1292

- Grant, V. y Grant, K. A. 1983. Behavior of hawkmoths on flowers of *Datura meteloides*. Botanical Gazette 144: 280-284
- Harder, L. D. y Barrett, S. C. 1993. Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. Ecology 74: 1059-1072
- Hartl, D. L. y Clark, A. G. 1989. Principles of population genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. Pp. 235-277
- Herlihy, C. R. y Eckert, C. G. 2002. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. Nature 416: 320-322
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En Lloyd, D. G. y Barrett, S. C. Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman & Hall, New York. Pp. 65-87
- Herrera, C. M., Sánchez-Lafuente, A. M., Medrano, M., Guitián, J., Cerdá, X. y Rey, P. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). American Journal of Botany 88(6): 1025-1032
- Holsinger, K. E. 1988. Inbreeding depression doesn't matter: the genetic basis of mating-system evolution. Evolution 42(6): 1235-1244

- Holsinger, K. E. 1991. Mass-action models of plant mating systems: The evolutionary stability of mixed mating systems. *The American Naturalist* 138: 606-622
- Holsinger, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(13): 7037-7042
- Holtsford, T. P. y Ellstrand, N. C. 1992. Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcrossing rate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Evolution* 46(1): 216-225
- Jain, S. K. 1976. The evolution of Inbreeding in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 469-495
- Jarne, P. y Charlesworth, D. 1993. The evolution of selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 441-466
- Johnson, S. D. y Steiner, K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15(4): 140-143
- Kalisz, S., Vogler, D., Fails, B., Finer, M., Shepard, E., Herman, T. y Gonzales, R. 1999. The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 86(9): 1239-1247

- Karron, J. D., Jackson, R. T., Thumser, N. N. y Schlicht, S. L. 1997. Outcrossing rates of individual *Mimulus ringens* genets are correlated with anther-stigma separation. *Heredity* 79:365-370
- Kelly, J. K. y Willis, J. 2001. Deleterious mutations and genetic variation for flower size in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 55 (5): 937-942
- Kephart, S. R., Brown, E. y Hall, J. 1999. Inbreeding depression and partial selfing: evolutionary implications of mixed-mating in a coastal endemic. *Silene douglassi* var. *oraria* (Caryophyllaceae). *Heredity* 82: 543-554
- Klinkhamer, P. G. L., de Jong, T. J. y Metz, J. A. J. 1994. Why plants can be too attractive -a discussion of measures to estimate male fitness. *Journal of Ecology* 82: 191-194
- Knight, T. A. 1799. An account of some experiments on the fecundation of vegetables. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 1799: 195-204
- Kohn, J. R. y Barrett, S. C. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution* 46: 43-55
- Kudoh, H., y Whigham, D. F. 1998. The effect of petal size manipulation on pollinator/seed-predator mediated female reproductive success of *Hibiscus moscheutos*. *Oecologia* 117: 70 -79
- Lande, R. y Arnold, S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226

- Lande, R. y Schemske, D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetics Models. *Evolution* 39: 24-40
- Lawrence, M. J. 1984. The genetical analysis of ecological traits. En Shorrocks, B. *Evolutionary Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford. Pp. 27-63
- Leclerc-Potvin, C. y Ritland, K. 1994. Modes of self-fertilization in *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae): a field experiment. *American Journal of Botany* 81: 199-205
- Lennartsson, T., Oostermeijer, J. G. B., Van Dijk, J. y Den Nijs, H. C. M. 2000. Ecological significance and heritability of floral reproductive traits in *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *Basic and Applied Ecology* 1: 69-81
- Levri, M. A. 1998. The effect of timing of pollination on the mating system and fitness of *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 85(11): 1626-1630
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist* 113(1): 67-79
- Lloyd, D. G. 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. En Solbrig, O. T. *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell, Oxford. Pp 67-88



- Lloyd, D. G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences* 153(3): 370-380
- Lloyd, D. G. y Schoen, J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences* 153: 358 – 369
- Lynch, M. y Walsh, B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- Mallick, S. A. 2001. Facultative dichogamy and reproductive assurance in partially protandrous plants. *Oikos* 95(3): 533-536
- Martínez del Río, C. y Búrquez, A. 1986. Temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa*. *Biotropica* 18: 28-31
- Mazer, S. J. y Hultgard, U. M. 1993. Variation and covariation among floral traits within and among four species of northern European *Primula* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 80: 474-485
- Mitchell-Olds, T. 1989. FREE-STAT version 1.10 user manual. Technical Bulletin No. 101. Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula
- Mitchell, R. J. y Shaw, R. G. 1993. Heritability of floral traits for the perennial wild flower *Penstemon centranthifolius* (Scrophulariaceae): clones and crosses. *Heredity* 71: 185-192

- Morgan, M. T. y Barrett, S. C. H. 1989. Reproductive correlates of mating system variation in *Eichornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 2: 183–203
- Mothershead, K. y Marquis, R. J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40
- Motten, A. F. 1982. Autogamy and competition for pollinators in *Hepatica americana* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 69: 1296-1305
- Motten, A. F. y Antonovics, J. 1992. Determinants of outcrossing rate in a predominant self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 79(4): 419-427
- Motten, A. F. y Stone, J. L. 2000. Heritability of stigma position and the effect of stigma-anther separation on outcrossing in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 87: 339-347
- Müller, H. 1883. The fertilization of flowers. McMillan, London.
- Murcia, C. 1990. Effect on floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71: 1098-1109
- Mutikainen, P. y Delph, L. F. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos* 75: 353-358

- Nagy, E. S. 1997. Selection for native characters in hybrids between two locally adapted plant subspecies. *Evolution* 52: 1469- 1480
- Nilsson, L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. en el centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruce y variación genética intra e interpoblacional. Tesis Doctoral, Centro de Ecología-UACP y P. CCH. UNAM, México.
- Núñez-Farfán, J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* 46(2): 197-214
- Núñez-Farfán, J., y Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central Mexico: natural selection for resistance to herbivores insects. *Evolution* 48: 423 - 436
- Núñez-Farfán, J. Cabrales-Vargas, R. A. y Dirzo, R. 1996. Mating system consequences on resistance to herbivory and life history traits in *Datura stramonium*. *American Journal of Botany* 83: 1041-1049
- Pannell J. 1997a. Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 95-116
- Pannell, J. 1997b. Variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. *Journal of Ecology* 85: 57-69

- Pannell, J.R. 2001. A hypothesis for the evolution of androdioecy: the joint influence of reproductive assurance and local mate competition in a metapopulation. *Evolutionary Ecology* 14: 195-211
- Pettersson, M. W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 79: 591-604
- Piper, J. G. Charlesworth, B. y Charlesworth, D. 1986. Breeding system evolution in *Primula vulgaris* and the role of reproductive assurance. *Heredity* 56: 207-217
- Purnachandra Rao, S., Atluri, J. B. y Reddi, C. S. 2001. Intermittent mass blooming, midnight anthesis and rockbee pollination in *Pterocarpus santalinus* (Fabaceae). *Nordic Journal of Botany* 21: 271-276
- Rathcke, B y Real, L. 1993. Autogamy and inbreeding depression in Mountain laurel. *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 80: 143-146
- Rausher, M. D. y Chang, S. M. 1999. Stabilization of mixed-mating system by differences in the magnitude of inbreeding depression for male and female fitness components. *The American Naturalist* 155: 242-248
- Rausher, M. D. y Simms, E. L. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomea purpurea*. I. Attempts to detect selection. *Evolution* 46: 616-626

- Redbo-Torstensson, P. y Berg, H. 1995. Seasonal cleistogamy: a conditional strategy to provide reproductive assurance. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 247-256
- Rick, C. M., Holle, M. y Thorp, R. W. 1978. Rates of cross-pollination in *Lycopersicon pimpinellifolium*: impact of genetic variation in floral characters. *Plant Systematics and Evolution* 129: 31-44
- Robertson, A. W., Diaz, A. y Macnair, M. R. 1994. The quantitative genetics of floral characters in *Mimulus guttatus*. *Heredity* 72: 300-311
- Roff, D. A. 1997. Evolutionary quantitative genetics. Chapman & Hall. New York.
- Sakai y Westneat. 2001. Mating systems. En Fox, C. W., Roff, O. A., Fairbairn, O. T. *Evolutionary Ecology Concepts and Case Studies*. Oxford University Press. Pp. 193-206
- SAS. 1995. JMP Statistics and Graphics Guide. Versión 3.1- SAS Institute Inc.
- Schemske, D. W. y Bradshaw, H. D. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 11910-11915
- Schemske, D. W. y Lande, R. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39: 41-52

- Schoen, D. J. 1982. The breeding system of *Gilia achilleifolia*: variation in floral characters and out-crossing rate. *Evolution* 36: 352-360
- Schoen, D. J. y Brown, H. D. 1991. Whole- and part-flower self-pollination in *Glycine clandestina* and *G. argyrea* and the evolution of autogamy. *Evolution* 45: 1651-1664
- Schoen, D. J. y Lloyd, D. G. 1992. Self and cross-fertilization in plants. III. Methods for Science 153: 381-393. *International Journal of Plant Sciences* 153: 381-393
- Schoen, D. J., Morgan M. T. y Bataillon, T. 1996. How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B* 1281-1290
- Schwaegerle, K. E. y Levin, D. A. 1991. Quantitative genetics of fitness traits in a wild population of *Phlox*. *Evolution* 445: 169-177
- Sharma, M. 1972. Studies in the flowers of *Datura stramonium* L. in relation to bee-botany. *Journal of Palynology* 8: 17-21
- Shore, J. S. y Barrett, S. C. 1990. Quantitative genetics of floral characters in homostylous *Turnera ulmifolia* var. *angustifolia* Willd. (Turneraceae). *Heredity* 64: 105-112
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York.

- Solbrig, O. T. 1972. Breeding system and genetic variation in *Leavenworthia*. *Evolution* 26: 155-160
- Stebbins, G. L. 1971. Adaptive radiation of reproductive characters in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326
- Stephenson, A. G., Good, S. V. y Vogler, D. W. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). *Annals of Botany* 85 suplemento A: 211-219
- Stone, J. L. 2000. Does anthocyanin affect outcrossing rates in *Datura stramonium* (Solanaceae)? *American Journal of Botany* 87: 348-354
- Stone, J. L. y Motten, A. F. 2002. Anther-stigma separation is associated with inbreeding depression in *Datura stramonium*, a predominantly self-fertilizing annual. *Evolution* 56(11): 2187-2195
- Strauss, S. Y., Conner, J. K. y Rush, S. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist* 147: 1098-1107
- Strauss, S. Y., W. S. Armbruster. 1997. Linking herbivory and pollination. *New perspectives on plant and animal ecology and evolution*. Ecological Society of America. 1617-1618

- Strauss, S. Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78(6): 1640- 1645
- Strauss, S. Y. y K Lehtila. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80(1): 116-124
- Thompson, J. D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394
- Uyenoyama, M. K. 1991. Coevolution of self fertilization and inbreeding depression. I. Mutation-selection balance at one and two loci. *Theoretical of Population Biology* 40:14-46
- Valverde, P. L., Fornóni, J. y Núñez-Farfán, J. 2003. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: local differentiation and contrasting selection on growth and resistance to herbivorous insects. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 127-137
- Vogler, D. W. y Kalisz, S. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution* 55(1): 202 –204
- Waller, D. M. 1993. The statics and dynamics of mating system evolution. En Thornhill, N. W. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding. Theoretical and Empirical Perspectives*. University of Chicago Press. Chicago. Pp. 97-117



- Willmott, A. P. y Búrquez, A. 1996. The pollination of *Merremia palmeri* (Convolvulaceae): Can hawk moths be trusted? *American Journal of Botany* 83: 1050-1056
- Willson, M. F. 1983. *Plant Reproductive Ecology*. Ed. John Wiley & Sons. Pp. 124-175
- Wilson, P., Thomson, J. D., Stanton, M. L. y Rigney, L. P. 1994. Beyond floral batemanian: gender biases in selection for pollination success. *The American Naturalist* 143: 283-296
- Wolfe, L. M. 1992. Why does the size of reproductive structures decline through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae)? Developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany* 79: 1286-1290
- Wolfe, L. M. y Barrett, S. C. 1989. Patterns of pollen removal and deposition in tristylous *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 36: 317-329
- Wolfe, L. M. y Krstolic, J. L. 1999. Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist* 154 (4): 484-488
- Worley, A. C. y Barrett, S. C. 2000. Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) direct and correlated responses to selection on flower size and number. *Evolution* 54:1533-1545

- Wyatt, R. 1986. Ecology and evolution of self-pollination in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). *Journal of Ecology* 74: 403-418
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plants. *Evolution* 46: 557- 561
- Young, H. J. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 89: 433-440